

Der morphologische Übergang zwischen den Radiolarien-Gattungen *Podocapsa* RÜST, 1885 und *Podobursa* WISNIOWSKI, 1889 im Ruhpoldinger Marmor von Urschlau (Oberjura, Lechtaldecke, Nördliche Kalkalpen)

Von

ELKE STEIGER & TORSTEN STEIGER*

Mit 6 Abbildungen und 2 Tafeln

ABSTRACT

The radiolarian genera *Podocapsa* RUST and *Podobursa* WISNIOWSKI, which occur in a rich fauna of the Late Jurassic „Ruhpolding Marmor“, show a gradual interchange. Between the recognizable morphospecies *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN, *Podobursa triacantha* (FISCHLI) and *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA) there are transition forms. They are

generally smaller and contain morphologic changes from porate parts to triradiate spines on the arms, postabdominal tubes and apical horns. This leads to the opinion, that in the watercolumn both genera coexisted laterally or vertically at the same time.

KURZFASSUNG

Die Radiolarien-Gattungen *Podocapsa* RUST und *Podobursa* WISNIOWSKI kommen in einer reichen Fauna des oberjurassischen „Ruhpoldinger Marmors“ vor und zeigen einen allmählichen Übergang untereinander. Zwischen der erkennbaren Morphospezies *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN, *Podobursa triacantha* (FISCHLI) und *Podobursa spinosa*

(OZVOLDOVA) gibt es Übergangsformen. Diese sind allgemein kleiner und enthalten morphologische Übergänge von poraten Anteilen zu triradiaten Stacheln auf Armen, Postabdominaltubus und Apikalhörnern. Dies führt zu der Meinung, daß beide Gattungen in der Wassersäule sowohl lateral, als auch vertikal miteinander koexistierten.

1. EINFÜHRUNG.

Die Gattungen *Podocapsa* RUST, 1885 emend. FOREMAN, 1973 und *Podobursa* WISNIOWSKI, 1889 emend. FOREMAN, 1973 sind in der einschlägigen Literatur streng voneinander getrennt geführte Taxa. Die Autoren stellen bei *Podocapsa* morphologi-

sche Variationen nur in geringem Maße fest, während bei *Podobursa* eine große Veränderlichkeit der Gehäusemerkmale vorliegt. *Podobursa* ist aus diesem Grund bis heute nicht eingehend monographisch bearbeitet.

* Dipl.- Geol. ELKE STEIGER, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München; Priv.-Doz. Dr. TORSTEN STEIGER, Institut für Paläontologie, Universität, Loewenichstraße 28, D-91054 Erlangen

In einer Probe aus dem Ruhpoldinger Marmor im Profil „Rachelspitz“ (BOCK 1991) läßt sich in engen Schritten ein Übergang zwischen *Podocapsa* und *Podobursa* rekonstruieren und eine morphologische Reihe von 25 Schritten darstellen. Im Folgenden werden die beiden Endglieder dieser Reihe beschrieben. Ein eigenes Kapitel befaßt sich mit dem Übergang. Schließlich zeigen die Formen zusätzliche Anknüpfungsmöglichkeiten zu „komplizierter“ gebauten *Podobursa*-Arten, wie *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA, 1975). Die Veränderungen der Abmessungen und Proportionen unterstützen die These von der Zusammengehörigkeit der beiden Gattungen.

Das untersuchte Material ist am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Ludwig-Maximilians-Universität in München gelagert. Für die Möglichkeit rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Radiolarien anzufertigen danken wir dem Institut für Paläontologie in Erlangen. Die Herren Professoren Dr. DIETRICH HERM und Dr. RAINER WILLMANN standen uns mit ihrem Rat hinsichtlich der Beurteilung der evolutiven Prozesse zur Seite. Herrn Prof. HERM sei auch für die kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt. Besonderer Dank gilt der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT, die mit ihren Sach- und Personalmitteln (Projekt Ste 348/5) die Untersuchungen unterstützte.

1.1 GEOLOGISCHE SITUATION UND PROFIL

Die Lokalität „Rachelspitz“ liegt am Westende des Röthelmooses in der Rechenberg-Mulde (sensu LACKSCHEWITZ

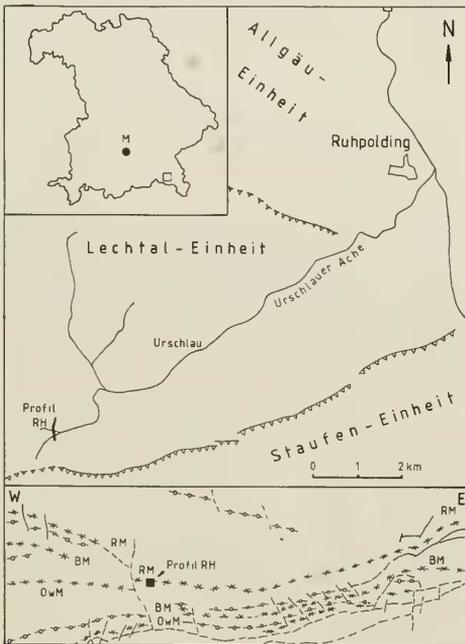


Abb. 1: Geographische und großtektonische Situation des Untersuchungsgebietes. Abkürzungen: RM = Rechenberg-Mulde BM = Burgau-Mulde, OwM = Oberwössener Mulde (DOBEN 1970, LACKSCHEWITZ 1987, HEBBELN 1987, RUHLAND 1987).

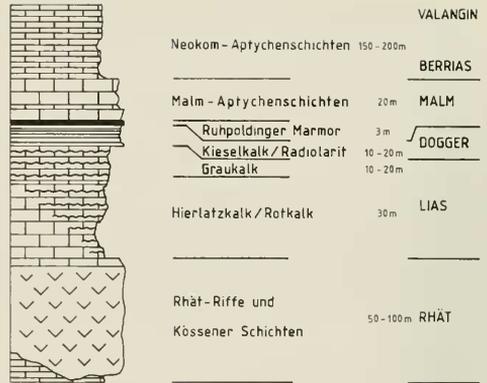


Abb. 2: Lithologische Abfolge der Südflanke der Rechenberg-Mulde im Bereich des Röthelmooses für das Intervall Rhät bis Valangin.

1987, HEBBELN 1987, RUHLAND 1987) auf Blatt Ruhpolding (Bayer. Geol. Karte 1:25 000) (DOBEN 1970). Es handelt sich hierbei nicht um den Bereich der Typlokalitäten der Radiolarien-Monographien von RUST (1885, 1898), welche sich im Ostteil des Röthelmooses befinden, sondern um ein Gebiet mit einer völlig anderen sedimentären Situation und etwas höheren Alters gegenüber den RUST-Lokalitäten.

Die Rechenberg-Mulde (Abb. 1) liegt etwa in der Mitte der Muldenzüge der Lechtaldecke (LACKSCHEWITZ 1987, BOCK 1991), worin die Abfolgen des Doggers und des Malm relativ mächtig entwickelt sind. Die derzeitige Vorstellung von der Sedimentation dieser tiefmarinen Gesteine zeigt, daß aufgrund kippender tektonischer Blöcke am passiven Kontinentalrand (LACKSCHEWITZ, GRUTZMACHER & HENRICH 1991) eine allmähliche Versteilung des Nordrandes des Halbgrabens erfolgte. Dadurch kann die Entwicklung der knolligen Fazies des Ruhpoldinger Marmors und die Konzentration pelagischer Organismen, wie Radiolarien, Schwammnadeln und Bositren in geringmächtigen Bänken erklärt werden.

Die lithologische Abfolge des Profils reicht von obertriadischen Flachwasserkalken, den Oberrhätkalken in den Kössener Schichten bis zu den mergeligen tiefmarinen Schrambachschichten des Berrias-Valangins (Profil, Abb. 2).

1.2 LITHOLOGIE UND ZEITLICHE STELLUNG DES RUHPOLDINGER MARMORS

Im Profil „Rachelspitz“ ist der „Ruhpoldinger Marmor“ das verbindende Glied zwischen der kalkigen Rotsedimentation im Liegenden, die den Zeitbereich Lias bis Dogger andauert haben dürfte, und den grauen Bänken der Aptychenschichten, welche aufgrund der Calpionellen-Führung erst ab dem mittleren Obertithon deutlich in Erscheinung treten.

Die Mikrofazies des Ruhpoldinger Marmors ist durch eine knollige Entwicklung etwa 10 bis 20 cm mächtiger Bänke gekennzeichnet. Die Gesteinsfarbe wechselt von rot nach grün, wobei die Farben biorbationsbedingt fleckig verteilt sind. Die Matrix des Gesteins ist mikritisch, der Fossilgehalt aufgrund der Knolligkeit sehr variabel. Es lassen sich Saccomen-reiche Faziestypen und Schwammnadel-, Radiolarien-

und Calpionellen-reiche Typen unterscheiden. Besondere Beachtung verdienen Bänke in denen Saccocomen und Calpionellen gemeinsam vorkommen, da sie eine sehr starke Kondensation im Zeitbereich Kimmeridge bis Mittellithon andeuten. Die Radiolarien-Führung ist nach einer quantitativen Dünnschliffanalyse (BOCK 1991) im Bereich des Übergangs zwischen Lias-Rotkalk und dem Ruhpoldingener Marmor am größten.

1.3 LITHOLOGIE DER RADIOARIEN-PROBE

Die untersuchte Radiolarien-Probe ist durch grüngrau-rötliche Farbe und knolliges Gefüge gekennzeichnet. Neben sehr dicht gepackten Radiolarien (Abb. 3) sind eckige Fragmente von Kieselknollen erkennbar, die in der Mikritmatrix „schwimmen“. Durch das Vorkommen von Chert-Fragmenten wird die altersmäßige Einstufung der Fauna etwas problematisch, da möglicherweise eine starke Aufarbeitung und eine Konzentration von Radiolarien unterschiedlichen Alters erwartet werden könnte. Aufgrund der Erkenntnisse von der schnellen Bildung von Kieselknollen und der Zusammensetzung der Radiolarien-Fauna kann einerseits ein allzu großes Zeitintervall innerhalb der Fauna ausgeschlossen oder aber ein

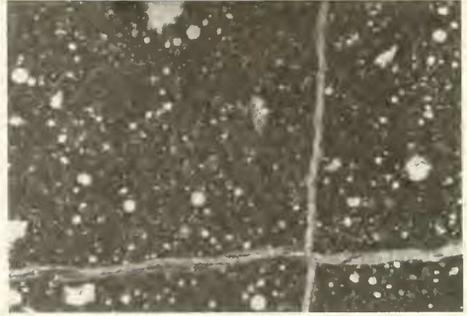


Abb. 3: Dünnschliff-Aufnahme des radiolarienführenden „Ruhpolding Marmors“ (Probe RH 40). In dem biogenreichen, bioturbaten Wackestone sind Nassellarien und Spumellarien kieselig erhalten. Bildbreite ca. 7 mm.

Alter der Kieselknollen angenommen werden, welches mit dem Alter der Radiolarien nichts zu tun hat. Allenfalls muß wegen der Zusammenschwemmung der Gehäuse eine erhebliche laterale Konzentration berücksichtigt werden.

2. SYSTEMATISCHE PALÄONTOLOGIE

Im Folgenden wird eine eigene Beschreibung der beiden Gattungen gegeben und anschließend auf die Original-Beschreibungen und den sich daraus ergebenden Problemen Bezug genommen.

Gattung *Podocapsa* RUST, 1885, emend. FOREMAN, 1973

Typus-Art: *Podocapsa guembelii* RUST, 1885

Beschreibung: Längliches Gehäuse mit drei größer werdenden Segmenten und einem Postabdominal-Tubus. Das Abdomen ist kugelig. Die Poren sind regelmäßig verteilt und polygonal, und zwar meist hexagonal. Cephalis und Thorax meist nicht porat. Vom Abdomen entspringen nach proximal gerichtet drei porate Arme. Sie stehen im 120 Grad-Winkel zueinander. Die Länge der Arme entspricht annähernd der Länge des Postabdominal-Tubus. Arme und Postabdominal-Tubus enden in jeweils einem Stachel oder sind offen.

Bemerkung: Die Original-Beschreibung von RUST (1885: 304) bezieht sich auf das kugelige Abdomen und setzt keine Gliederung in Cephalis, Thorax und Abdomen voraus. Daher stellt er seine abgebildeten Formen zu den Monocytriden und vergleicht diese mit den känozoischen Gattungen *Sethocytris* HAECKEL und *Lithocytris* EHRENBERG. RUST definiert kein Typusmaterial seiner Typus-Art *Podocapsa guembelii*. In einer weiteren Beschreibung ändert RUST (1898: 47) seine Diagnose und stellt *Podocapsa* zu den Dicytriden. Bei der Erstellung des „Radiolarien-Treatise“ benennt CAMPBELL (1954: D122) eine der beiden Abbildungen von RUST als Lecto-Typ. Bei der Emendierung von FOREMAN (1973: 267) wird dieser Lectotyp nicht akzeptiert, sondern RUST's zweite Abbildung herangezogen. Offensichtlich hat RUST seine Exemplare so gesehen, daß

das Abdomen der kugelige Zentralteil des Gehäuses sein sollte, von dem ein „poröser Apikalfortsatz“ nach vorn reicht. Er beschrieb das Gehäuse, wie dies FOREMAN feststellt, derart, daß der eigentliche Proximalteil das geschlossene Ende sein sollte. In der Emendierung wird RUST's unrichtige Orientierung des Gehäuses korrigiert.

Die Art *Podocapsa guembelii* RUST ist seit ihrer Beschreibung nicht mehr aufgefunden worden, da die Abbildungen keine deutlichen Merkmale wiedergeben. Die häufigste jurassische Art ist *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN, 1973, welche auch im vorliegenden Material in einigen Variationen erscheint.

Podocapsa amphitrepera FOREMAN, 1973

Taf. 1, Fig. 1-4

- 1973 *Podocapsa amphitrepera* n. sp. - FOREMAN: 267, Taf. 13, Fig. 11 (Oberjura-Unterkräide, Northwest Pacific Basin).
- 1975 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - FOREMAN: 617, Taf. 6, Fig. 15 (Berrias-Valangin, Shatsky Rise, Nord-Pazifik).
- 1977 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - MUZAVOR: 112, Taf. 7, Fig. 4 (Oberjura, Oberaudorf, Nördliche Kalkalpen, Bayern).
- 1980 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - BAUMGARTNER et al.: 61, Taf. 3, Fig. 8-9 (Kimmeridge-Berrias, Argolis, Griechenland, Sizilien).
- 1981 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - KOCHER: 86, Taf. 15, Fig. 20 (Kimmeridge-Berrias, Südalpen).

- 1982 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - YAO et al.: Taf. 4, Fig. 29 (Oberjura, Südwest-Japan).
- 1984 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - SCHAAF: 90, Taf. 2, Fig. 1-3 (Oberjura-Untervalangin).
- 1984 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - BAUMGARTNER: 780, Taf. 7, Fig. 9-10 (Oberoxford-Mittelithon).
- 1986 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - MATSUOKA & YAO: Taf. 2, Fig. 17 (Jura, Japan).
- 1986 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - AITA & OKADA: 114, Taf. 3, Fig. 6-7 (Oberithon, Japan).
- 1986 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - DE WEVER & CORDEY: Taf. 10, Fig. 2-3 (Oberjura-Kreide, Sizilien).
- 1989 *Podobursa amphitreptera* FOREMAN. - KITO: 203, Taf. 23, Fig. 9 (Mittel- bis Oberjura, Sizilien).
- 1992 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. - STEIGER: 61, Taf. 17, Fig. 1 (Oxford - Kimmeridge ?, Tithon - Berrias, Osterhorngruppe).

Material: über 50 Exemplare.

Bemerkung: Unter *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN werden lediglich Gehäuse zugeordnet, die neben den stachellosen poraten Armen einen halbkugligen Proximalteil besitzen, welcher keinen Apikalfortsatz zeigt. Allenfalls darf der Proximalteil ein kleines Spitzchen tragen, wie dies SCHAAF (1984) zuläßt.

Gattung *Podobursa* WISNIEWSKI, 1889, emend. FOREMAN, 1973

Typus-Art: *Podobursa dunikowskii* WISNIEWSKI 1889

Beschreibung: Längliche Nassellarie mit drei Segmenten und einem Postabdominal-Tubus. Cephalis und Thorax sind kleiner als das Abdomen. Das Abdomen ist kugelig bis zylindrisch. Der Postabdominal-Tubus ist ebenso lang oder länger als das übrige Gehäuse. Die Oberflächen der Gehäuse zeigen rundliche, polygonale oder mamillare Porenmuster. Vom Abdomen entspringen in verschiedene Richtungen unterschiedlich viele, mehr oder weniger lange Stacheln mit triradiatem Querschnitt. Die Cephalis trägt ein mehr oder weniger langes Apikalhorn, das ebenfalls einen triradiaten Querschnitt besitzt.

Bemerkung: In der Original-Beschreibung von WISNIEWSKI (1889: 686) wird das Gehäuse, genauso wie bei der Gattungsdiagnose von *Podocapsa* bei RUST (1885), verkehrt orientiert, so daß der Postabdominaltubus als gegitterter Apikalfortsatz bezeichnet wird. Wichtig ist aber die Feststellung einer triradiaten Anordnung der Stacheln, wie dies bei vielen *Podobursa*-Arten der Fall ist. Bei der Emendierung von FOREMAN (1973: 266) wird das Gehäuse korrekt orientiert. Die neue Beschreibung läßt nun neben einem langen Postabdominaltubus drei triradiete Stacheln zu, die aus dem Abdomen entspringen. Der Proximalteil ist klein und die Cephalis trägt kein Apikalhorn.

Häufigste Arten von *Podobursa* sind *Podobursa triacantha* (FISCHLI) und *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA), die beide im untersuchten Material vorkommen. DE WEVER & CABY (1982) stellen *Podobursa* und ihr nahe stehende Gattungen, wie z. B. *Katroma* PESSAGNO & POISSON und *Dibolachras* FOREMAN zur

Familie der Eucyrtidiidae EHRENBERG. Ein Variationsschema für die im Oberjura der Nördlichen Kalkalpen vorkommenden Eucyrtidiiden gibt STEIGER (1992).

Podobursa triacantha (FISCHLI 1916)

Taf. 2, Fig. 19-21

- 1916 *Theosyringium acanthophorum* RÜST var. *triacanthus*. - FISCHLI: 47, Fig. 38 (Kreide, Rigi, Schweiz).
- 1973 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - FOREMAN: 266, Taf. 13, Fig. 1 (Oberjura-Unterhauertive, Northwest Pacific Basin).
- 1992 *Podobursa triacantha triacantha* (FISCHLI). - STEIGER: 72, Taf. 19, Fig. 12, 13 (Tithon-Untervalangin, Osterhorngruppe).

Material: über 50 Exemplare.

Bemerkung: Die morphologische Reichweite der Art umfaßt Formen mit kugeligem Abdomen und drei triradiaten Stacheln. Das Apikalhorn darf kurz bis mittellang sein. Bei einigen Exemplaren ist mindestens ein Stachel gedreht. Der Postabdominal-Tubus ist lang und endet mitunter mit einem kleinen Stachel.

Podobursa spinosa (OZVOLDOVA, 1975)

Taf. 2, Fig. 23-25

- 1930 Indeterminatum. - HEITZER: 387, Taf. 27, Fig. 7 (Mitteljura, Sonwendgebirge).
- 1974 *Podobursa pantanellii* (PARONA). - RIEDEL & SANFILIPPO: 779, Taf. 8, Fig. 5, Taf. 13, Fig. 6 (Jura, Kreide, Indischer Ozean).
- 1975 *Heitzeria spinosa* n. sp. - OZVOLDOVA: 78, Taf. 101, Fig. 2 (Oberjura, Klippenzone, Slowakei).
- 1977 *Podobursa berggreni* n. sp. - PESSAGNO 1977 a: 90, Taf. 12, Fig. 1-5 (Oberjura, California Coast Ranges).
- 1979 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - OZVOLDOVA: 256, Taf. 2, Fig. 4 (Oberjura, Podbiel, Slowakei).
- 1980 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - BAUMGARTNER et al.: 60, Taf. 3, Fig. 10 (Oberjura, Tethys).
- 1981 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - KOCHER: 85, Taf. 15, Fig. 18 (Oberjura, Südalpen).
- 1984 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - BAUMGARTNER: 779, Taf. 7, Fig. 8 (Mittel- bis Oberjura, Tethys).
- 1991 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - BOCK, Taf. 21, Fig. 9-11 (Oberjura, Urschlu, Bayern).

Material: über 50 Exemplare.

Bemerkung: Das besondere Kennzeichen dieser Art ist die Verzweigung aller stacheligen Fortsätze: des Apikalhorns, der drei Lateralstacheln und des Stachels am Postabdominaltubus. Während die Lateralstacheln sich in der Verlängerung der drei Rippen jeweils spalten, so daß sechs kleine Spitzen entstehen, verzweigen sich Apikalhorn und Postabdominal-Tubus unregelmäßig in vier oder fünf Spitzen. Einige Exemplare zeigen lediglich den Ansatz einer Verzweigung und leiten somit zu *Podobursa triacantha* (FISCHLI) über. Mitunter kann die Stachelbasis porat sein.

3. DER ÜBERGANG VON *PODOCAPSA* RÜST ZU *PODOBURSA* WISNIEWSKI

Der morphologische Übergang zwischen den Gattungen *Podocapsa* und *Podobursa* soll im Folgenden anhand der Veränderung einzelner Bestimmungsmerkmale genau analysiert werden. Dabei wird genaues Augenmerk auf etwaige Sprünge in den Abmessungen und Verhältnissen und deren Position im Übergang Rücksicht genommen.

Die in den beiden Tafeln dargestellten Formen dokumentieren den Übergang in 25 Schritten, wobei die eigentliche Wandlung von *Podocapsa* zu *Podobursa* von Fig. 1 auf Tafel 1 bis Fig. 20 auf Tafel 2 reicht. Es handelt sich hier um einen Übergang von der Art *Podocapsa amphitreptera* FOREM. in die Art *Podobursa triacantha* (FISCHLI). Die Figuren 21 bis 24 auf Tafel 2 zeigen die „Weiterentwicklung“ der morphologischen Reihe von der Art *Podobursa triacantha* (FISCHLI) in die Art *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA).

In nachstehender Tabelle werden einige Bestimmungsmerkmale und Verhältniswerte vergleichend dargestellt (Abb. 4). In Abb. 5 sind die Verhältniswerte und die Gesamtgröße der Formen detailliert und synoptisch aufgetragen, während Abb. 6 generelle Tendenzen in der Gehäusedeutung angibt.

Trotz der Tatsache, daß die Formen von Tafel 1 zu Tafel 2 nach dem Gesamteindruck „intuitiv“ aufgereiht sind, ergibt sich nach der morphometrischen Auswertung eine gut nachvollziehbare morphologische Reihe. Die bekannten *Podocapsa*- und *Podobursa*-Arten können hier problemlos eingefügt werden.

Formen	"podocapeid"										"podobursid"															
	Podocapsa amphitreptera FOREM.										"Übergang"					Podobursa triacantha (FISCHLI)					Podobursa spinosa (OZVOLD.)					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Merkmale:																										
Gesamtgröße:																										
klein											x															
mittel			x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
groß	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x																
Cephalis + Thorax:																										
kurz	x																									
lang		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Apikaltachel:																										
ohne	x	x	x																							
kurz				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
lang																										
gespalten																										
Abdomen:																										
klein	x	x	x	x																						
dreieckig					x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
kugelig																										
Arme:																										
porat	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
nicht porat																										
Armenden:																										
rund	x	x	x	x	x																					
spitz		x				x	x	x																		
bestachelt											x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Armatacheln:																										
keine	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x																
kurz											x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
lang																										
gespalten																										
Verhältnisse:																										
Durchmesser Abdomen zu																										
Armlänge:																										
unt. 1	x				x	x	x	x																		
1 - 2		x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
üb. 2																										
Länge porater Arm zu Länge																										
Armspitze:																										
unt. 1																										
1 - 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
üb. 3																										
Proximal- zu Distalteil:																										
unt. 0,1	x																									
0,1 - 0,5		x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
üb. 0,5																										

Abb. 4: Aufstellung von Größen und Verhältniswerten der Merkmale von *Podocapsa*, *Podobursa* und deren Übergang. Die Tabelle zeigt, daß Sprünge in den Meßintervallen (durch Trennlinien verdeutlicht) über das gesamte Formenspektrum verteilt sind.

Aus der Tabelle (Abb. 4) lassen sich folgende Stadien der Reihe unterscheiden:

1. *Podocapsa amphitrepera* i. e. S. = Formen Nr. 1-3 (Taf. 1, Fig. 1-3).

Die reinen Amphitrepera-Typen sind, wie oben beschrieben, durch das Fehlen eines Apikalhorns und völlig porate Arme mit runden Enden gekennzeichnet. Bei der Form Nr. 1 ist der Anteil der Cephalis und des Thorax verschwindend gering.

2. *Podocapsa amphitrepera* i. w. S. = Formen Nr. 4-8 (Taf. 1, Fig. 4-8).

Diese noch zur Art *P. amphitrepera* FOREMAN einzuordnenden Formen tragen zunehmend deutlich hervortretende Spitzen und kleine Stacheln an den Armenden und auf der Cephalis. Das Abdomen wird mehr oder weniger deutlich dreieckig.

3. „Übergangs-Formen“ = Formen Nr. 9-15 (Taf. 1, Fig. 9 bis 12, Taf. 2, Fig. 13-15).

Im Übergangsbereich zwischen *Podocapsa* und *Podobursa* werden die Gehäuse etwas kleiner als die reinen Endglieder. Sein Beginn wird mit dem Erscheinen deutlicher, aber noch kurzer Arm-Stacheln an den Armenden festgelegt. Nach einem anhaltenden Intervall mit dreieckigem Abdomen folgt in der Mitte des Übergangs der allmähliche Wechsel zur Kugel.

4. *Podobursa triacantha* = Formen Nr. 16-22 (Taf. 2, Fig. 16 bis 22).

Die Gattung *Podobursa* beginnt definitionsgemäß mit dem Verschwinden der poraten Arme und der alleinigen Existenz von triradiaten Armstacheln. Die Gehäuse werden wieder größer und das Abdomen zunehmend kugelig. Die Armstacheln sind lang. Der Bereich von *Podobursa triacantha* (FISCHLI) kann in zwei Abschnitte geteilt werden. Zuerst läßt sich *P. triacantha*, der Art diagnose entsprechend, mit kurzem Apikalhorn feststellen. Danach folgen Formen mit längerem Apikalhorn, was diese Gehäuse in die Nähe von *Favosyringium* STEIGER stellen läßt. Für eine eindeutige Einordnung zu *Favosyringium* sind diese Apikelhörner jedoch noch zu kurz.

5. *Podobursa spinosa* = Formen Nr. 23-25 (Taf. 2, Fig. 23-25).

Podobursa spinosa (OZVOLDOVA) zeichnet sich durch gebogene Enden der Gehäusefortsätze aus. Form 23 ist insofern eine Besonderheit, als hier eine Spaltung der Armenden, des Apikalhorns und des Endes des Postabdominaltubus im Ansatz erkennbar ist und zugleich die Arme eine porate Basis besitzen. Die übrigen, großen Gehäuse entsprechen vollständig der Gattungsdefinition und können als vorläufige Endglieder der morphologischen Reihe *Podocapsa* - *Podobursa* angesehen werden.

4. DISKUSSION DER VERHÄLTNISSWERTE

Die Tabelle (Abb. 4) enthält eine Aufstellung von Verhältniswerten in Form von Maßintervallen, welche eine Einstufung in drei Bereiche anzeigen.

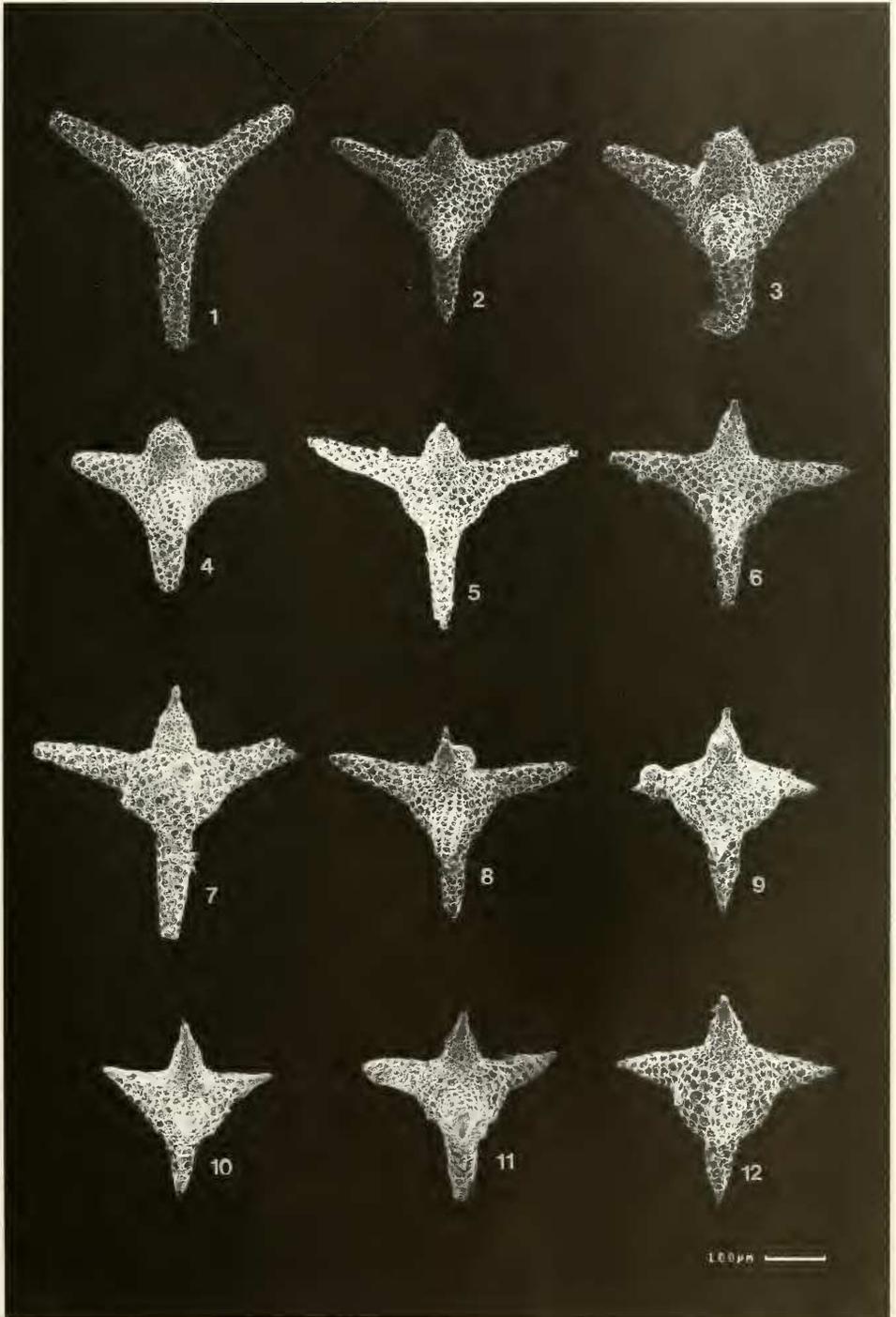
a) Verhältnis Durchmesser zu Armlängen: Hier zeigt sich, daß die Podocapsiden im Verhältnis zum Abdomen längere Arme als die Podobursen haben. Ab Formen Nr. 8 und 9 werden die Arme wesentlich kürzer und sind bei *Podobursa triacantha* relativ am kürzesten.

b) Verhältnis Anteil porater Bereich zu Stachel auf den Armen: Bei den Podocapsiden gibt es nur porate Arme. Im Übergangsbereich erscheinen porate Armteile mit Stacheln. Der Stachel wird im Verhältnis zum poraten Teil in Richtung *Podobursa* immer länger. In der Mitte des Bereiches von *Podobursa triacantha* verschwindet der porate Armanteil, wobei dieser bei den Formen Nr. 16 und 17 auf die Stachelbasis beschränkt ist. Bei *Podobursa spinosa* existiert bei beginnender

Tafel 1 Morphologischer Übergang von *Podocapsa* RUST nach *Podobursa* WISNIEWSKI.

Die Nummern der Figuren entsprechen gleichzeitig den Nummern der Formen, die die Abfolge des Übergangs markieren.

- Fig. 1 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Die Form ist durch lange porate Arme und einen langen poraten Postabdominaltubus mit runden Enden gekennzeichnet. Cephalis und Thorax sind extrem kurz, möglicherweise cryptocephal (dann nicht *P. amphitrepera* F.).
- Fig. 2 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Die Form entspricht der Art-Definition mit langen poraten Armen und runden bis leicht angespitzten Armenden. Cephalis und Thorax sind gut entwickelt.
- Fig. 3 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Die Form entspricht der Art-Definition, ist jedoch breiter gebaut als Form 2.
- Fig. 4 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Die Form zeigt kürzere Arme mit äquatorialer Position auf dem Abdomen. Auf dem gut entwickelten Proximalteil sitzt ein winziges Apikalhorn.
- Fig. 5 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Beginn des Übergangs zu *Podobursa*. Die Form besitzt lange porate Arme mit kleinen Stacheln an den Armenden. Das Abdomen ist subtriangular.
- Fig. 6 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Cephalis und Thorax sind lang und porat. Das Apikalhorn ist kurz.
- Fig. 7 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Die Form zeigt ein etwas längeres Apikalhorn und einen deutlich segmentierten Proximalteil.
- Fig. 8 *Podocapsa amphitrepera* FOREMAN. - Die Form entspricht den Formen 6 und 7, ist jedoch kleiner.
- Fig. 9 „Übergangsform“. Die Arme sind basal porat, distal als triradiater Stachel entwickelt. Sie sind leicht nach distal gerichtet am relativ großen Abdomen angebracht.
- Fig. 10 „Übergangsform“. Kleines Gehäuse mit kurzem Postabdominaltubus. Deutliche Bestachelung der Arme, der Cephalis und des Postabdominaltubus.
- Fig. 11 „Übergangsform“. Die Form zeigt einen exponierteren Proximalteil mit länger werdendem Apikalhorn.
- Fig. 12 „Übergangsform“. Bei vergrößertem Abdomen hat die Form einen längeren Proximalteil mit deutlichem Apikalhorn.



Verzweigung der Stachelspitzen ein porater Armteil (Form Nr. 23).

c) **Verhältnis Höhe Proximalteil zu Distalteil:** Die Werte drücken die Länge der Abschnitte Cephalis, evtl. Apikalstachel und Thorax gegenüber Abdomen und Postabdominaltubus aus. Hier ist eine allmähliche Verlängerung des Proximalteils unter verstärkter Bildung des Apikalhorns und der Vergrößerung des Thorax zu verzeichnen. Ein Sprung ist von den „Übergangsformen“ zu *Podobursa triacantha* erkennbar.

Die Grafik in Abb. 5 enthält die Kurven der Verhältniswerte. Die synoptische Darstellung der einzelnen Werte und der re-

sultierenden Kurven zeigt eine gewisse Gliederung, welche der obengenannten morphologischen Reihe entspricht.

1. „Podocapsid“ Abschnitt

In diesem Abschnitt liegen die Verhältniswerte annähernd gleichsinnig und voneinander getrennt verlaufend vor.

2. „Übergang“

In diesem Bereich überschneiden sich die einzelnen Kurven und zeigen einen unruhigen Verlauf. Eine „Mittelung“ der Verhältniswerte ist erkennbar.

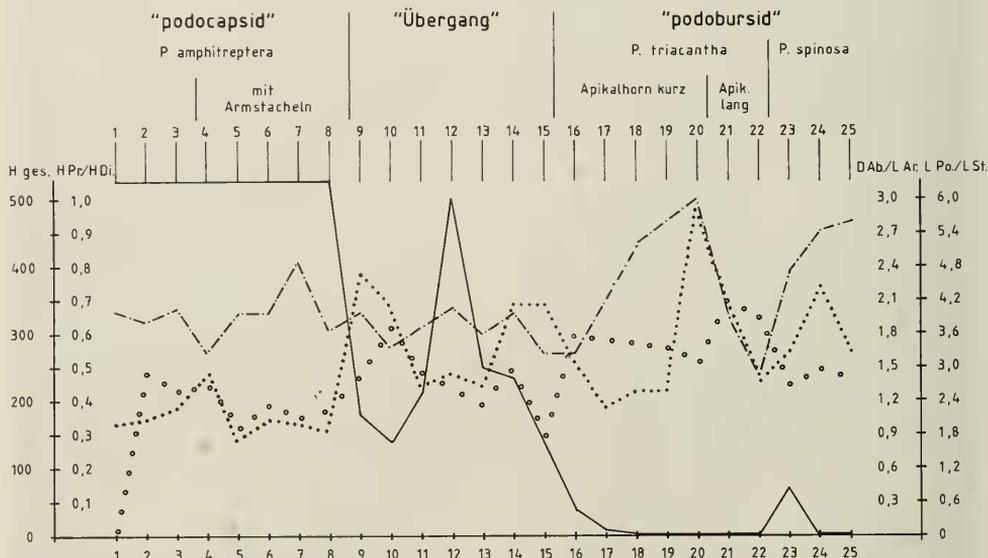
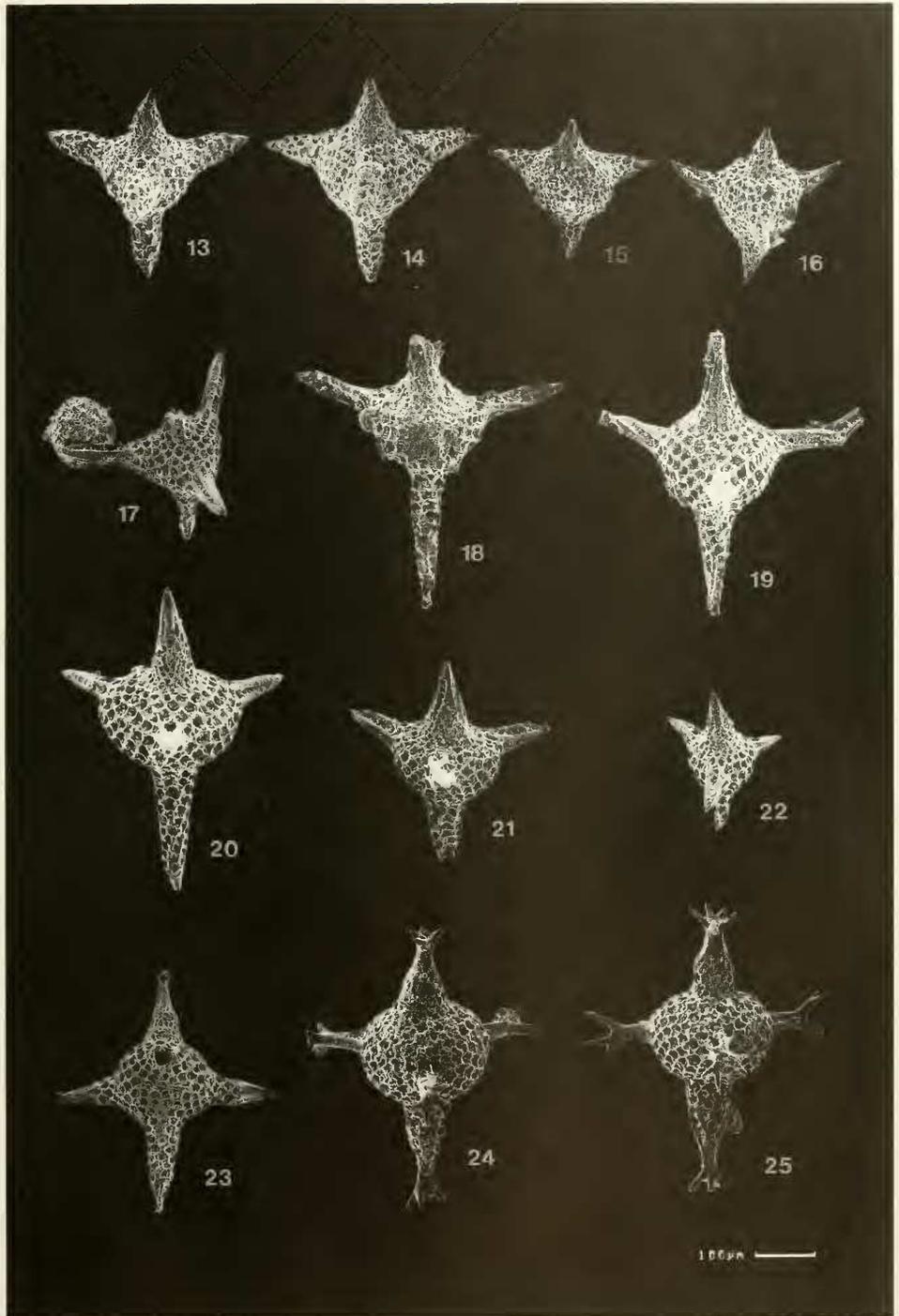


Abb. 5: Kurven der Verhältniswerte im Übergang von *Podocapsa* zu *Podobursa*. - - - - H ges. = Gesamtlänge des Gehäuses; ○○○○ HPr/HDi = Verhältnis Höhe Proximalteil (= Cephalis+Thorax) zu Höhe Distalteil (= Abdomen+Postabdominaltubus); ····· DAb/LAr = Verhältnis Durchmesser Abdomen zu Lateral-, Arm- oder Stachelänge; ——— LPo/LSt = Verhältnis Anteil porater Bereich zu Stachel auf Armen.

Tablet 2 Morphologischer Übergang von *Podocapsa* RUST nach *Podobursa* WISNIOWSKI

Die Nummern der Figuren entsprechen gleichzeitig den Nummern der Formen, die die Abfolge des Übergangs markieren.

- Fig. 13 „Übergangsform“. - Die Form zeigt eine weitere Verlängerung des Apikalbereichs.
 Fig. 14 „Übergangsform“. - Der Apikalbereich ist annähernd gleich groß, wie die Länge der Arme.
 Fig. 15 „Übergangsform“. - Zuspitzung der Arme mit Reduktion des poraten Anteils. Kleine Form.
 Fig. 16 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Der porate Anteil ist auf die Basis des Armes beschränkt. Kleine Form.
 Fig. 17 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Das dreieckige Abdomen trägt drei triradiate Stacheln ohne poraten Anteil. Dieser ist allenfalls in das Abdomen integriert. Kleine Form.
 Fig. 18 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Große Form mit teilweise gedrehten, langen triradiaten Stacheln.
 Fig. 19 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Große Form mit langem Apikalstachel.
 Fig. 20 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Große Form mit kurzen Abdominalstacheln.
 Fig. 21 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Der Proximalteil wird weiter zugunsten des Apikalstachels verschoben.
 Fig. 22 *Podobursa triacantha* (FISCHLI). - Die Form ist durch kugeliges Abdomen und dominierenden Proximalteil mit massivem Apikalstachel gekennzeichnet.
 Fig. 23 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - Übergangsform mit porater Stachelbasis und beginnender Verzweigung der Stacheln.
 Fig. 24 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - Die Stacheln sind verzweigt. Während die Abdominalstacheln an den Stachelrippen geteilt werden, spalten sich Apikalhorn und Postabdominaltubus willkürlich auf.
 Fig. 25 *Podobursa spinosa* (OZVOLDOVA). - Wie Form 24, jedoch mit längeren Sekundärstacheln.



3. „Podobursider“ Abschnitt

Podobursa triacantha und *Podobursa spinosa* besitzen wieder eine weite Streuung der Verhältniszerte. Sie sind jedoch durch eine Zone erneuter Konzentration der Werte voneinander getrennt (Formen Nr. 21 und 22), so daß ein kleiner Übergang definiert werden kann.

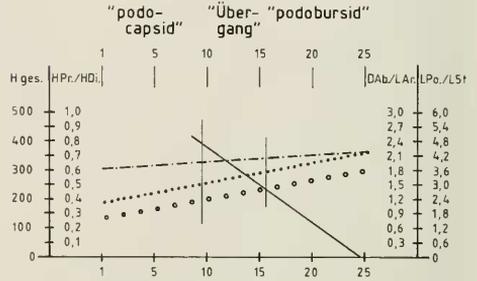
Aus der Analyse der Kurven der Verhältniszerte ergeben sich, wie in Grafik 2 (Abb. 6) hervorgeht, folgende Tendenzen in der morphologischen Reihe von *Podocapsa* nach *Podobursa*:

1. Die Größe der Gehäuse nimmt etwas zu.
2. Die Arm- bzw. Stachelnängen nehmen im Verhältnis zur Abdomengröße deutlich ab.

Abb. 6: Tendenzen im Verlauf der Verhältniszerte des Übergangs von *Podocapsa* zu *Podobursa*. Abkürzungen siehe Abb. 5. Der Übergangsbereich wird durch die Durchkreuzung der Linien markiert und entspricht den in Abb. 4 aufgetragenen Verhältnissen.

3. Die Länge des Proximalteils nimmt im Verhältnis zur Länge des Distalteils zu. Dies geschieht insbesondere durch die Bildung des Apikalhorns.

4. Der Übergang zwischen *Podocapsa* und *Podobursa* wird ganz besonders durch die starke Abnahme des poraten Arnteils bei den Zwischenformen deutlich.



4. PALÄONTOLOGISCHE DEUTUNG DER MORPHOLOGISCHEN REIHE *PODOCAPSA* - *PODOBURSA*

Da der Artbegriff in der Paläontologie durch die Morphologie der Gehäuse begründet ist, herrscht große Uneinigkeit über die Möglichkeit, „echte“ Arten überhaupt unterscheiden zu können. Die laufenden Diskussionen erörtern das Problem der „genetischen Grundformen“ und der ökologisch gesteuerten Ausbildung der Morphotypen, die letztendlich als „paläontologische Arten“ beschrieben werden. Für den oben gezeigten Übergang lassen sich folgende Vorstellungen formulieren:

1. Die Arten sind Gehäusetypen, deren Wachstum durch bestimmte Ökofaktoren angeregt wird. Zu bestimmten Zeiten werden auf der Basis genetischer Grundmuster, aber auch im Rahmen einer noch nicht erkannten Evolution dieser Grundmuster spezielle Gehäusebaupläne entwickelt. Endglieder dieser Ausformungen sind z. B. die literaturbekannt und für stratigraphische Zwecke verwendeten Arten *Podocapsa amphitripta*, *Podobursa triacantha* und *Podobursa spinosa*.

2. Die „Übergangsformen“ gehören, kleiner gewachsen, einer „grauen Masse“ von Grundformen an, aus der sich die Arten entwickeln können. Derartige Schlüsse lassen sich auch bei anderen Radiolarien-Arten, wie z. B. *Tritrabs ewingi* (PESAGNO) ziehen. Bei diesen Hagiastriden gibt es eine kleine Form (Unterart *T. ewingi minima* [vgl. STEIGER 1992]), die in großen Mengen ein reduziertes Inventar an Skulpturen besitzt, aus der sich aber annähernd alle deutlich unterscheidbaren *Tritrabs*-Arten ableiten lassen.

3. Eine naheliegende Erklärung für das Wesen der kleinen Formen, aus denen sich die großen „Endarten“ entwickeln können ist, daß es sich bei ihnen um Jugendstadien handelt oder um tiefliebende Formen, die erst unter dem Einfluß von bestimmten ökologischen Faktoren im Lauf der Evolution arttypisches Wachstum entfalten.

4. Eine eindeutige Speziation im paläontologischen Sinn wird, wie die Analyse des Übergangs zwischen *Podocapsa* und *Podobursa* zeigt, zwar durchgeführt, die kleinen Grundformen bleiben neben den aufgespaltenen Arten jedoch erhalten. Derartige Beobachtungen und ihre Interpretation sind nur möglich, wenn das Fossilmaterial außergewöhnlich gut erhalten und eine Selektion der Formen aus chemischen und sedimentologischen Gründen nicht erfolgt ist. Durch die angemessene Zusammenschwemmung des Materials wird die Fossilvergesellschaftung noch zusätzlich angereichert.

Der grundsätzliche Unterschied zwischen ein- und vielzelligen Organismen ist die sehr rasche und vielseitige Wandelbarkeit der Protozoen im Lauf der Zeit. Eine im Sinne der Mikroevolution auftretende graduelle Veränderung der Gehäusemerkmale dieser Organismen ist in vielen Fällen nachweisbar. Bei den Radiolarien treten neben den „diffusen“ Übergangsformen jedoch auch Formen auf, die allmähliche Veränderungen der Baupläne durch numerischen Zuwachs bestimmter Strukturen, wie Knoten und Stacheln zeigen (KITO & DE WEVER 1990). Bei Foraminiferen sind Übergangsformen mit gleitenden Größenverhältnissen häufig zu beobachten (BETTENSTAEDT 1962, HERM 1965, GROISS 1970). Die Ursachen für diese Erscheinungen werden durch den Wechsel von Speziation in isolierten Gebieten und der Zusammenführung von Faunen durch Aufhebung der Isolation gesehen. Die geographische oder auch genetische Distanz der Radiolarien darf danach allerdings nicht so groß gewesen sein. Eine Kreuzung der in beider Hinsicht vielleicht weit voneinander entfernten Formen mußte jedenfalls möglich sein. Die Grenzen der Kreuzbarkeit bestimmter Morpho- bzw. Genotypen bei den Radiolarien dürfte sogar über dem Niveau der „Familien“ liegen, so daß Übergangsformen auch innerhalb dieser Kategorie

zu erkennen sein müßten, wie dies durch gemeinsame Porenmuster- und Stachel-Typen bei Nassellarien und Spumellarien angedeutet wird. Bei planktonischen Foraminiferen hat HERM (1965) aufgrund von Analysen der Übergangsformen zwischen Globotruncanen-Arten die interessante Vorstellung entwickelt, daß „Kreuzung“ zwischen definierten Arten zu bestimmten Zeiten stattfindet und zu anderen Zeiten nicht. Dies beinhaltet nicht nur eine geographische Komponente der Artbildung bzw. ‚Artzusammenführung‘, sondern auch eine Bildung genetisch stabiler („echte“ Art) und instabiler Formenkreise („unechte“ Art).

Für den Fall der oberjurassischen Radiolarien in den Nördlichen Kalkalpen ist eine geographische Isolation und deren Aufhebung durch extreme Blockschollen-Kippung des passiven Kontinentalrandes denkbar. Gleichwohl können andere ökologische Ursachen für die in unterschiedlichen lateralen und bathymetrischen Situationen feststellbaren Unterschiede der Gehäusemerkmale verantwortlich sein: vor allem die Zufuhr von Kieselsäure und die Erhöhung der Wassertiefen bedingende möglicherweise einen Wechsel in der Statik der Gehäuse und eine bessere Ausnutzung der Deponierbarkeit von Kieselsäure.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die „Unhandlichkeit“ der Radiolarien bei monographischen Bearbeitungen beruht auf ihrer hohen Diversität bei reichen Proben und der Vielzahl von schlecht ansprechbaren Zwischen- bzw. Übergangsformen.

Aufgrund von bathymetrischer Steuerung und anderen Einflüssen, wie Strömung, Durchlichtung und Isolation des Meeresbeckens können die verschiedenen „Gruppen“ lateral und vertikal nebeneinander gelebt und sich an verschiedenen Randzonen der Populationen gekreuzt und vermehrt haben. Dies würde bedeuten, daß die Radiolarien zumindest auf dem Unterart-Niveau bzw. dem der paläontologischen Art „mischbar“ waren.

Bei der Analyse der gängigen mit Evolutionsproblemen befaßten Literatur fällt auf, daß allgemein kein Unterschied zwischen der Evolution von Vielzellern und Einzellern gemacht wird. Einige wenige Arbeiten befassen sich mit den Evolutionsprozessen einzelliger planktonischer Organismen, wobei sich die Mehrheit der Arbeiten mit Kalkschalern

(MOULLADE 1990), insbesondere mit Foraminiferen befaßt (OZAWA 1975, MOULLADE & IRR 1990). Die Übertragbarkeit der dort genannten Erkenntnisse auf das Kieselplankton muß in Zukunft überprüft werden.

Gemeinsames Merkmal unter den Einzellern scheint zu sein, daß ihre Entwicklung sehr stark gradualistisch geprägt ist (vgl. WILLMANN 1988). Dies kann bei Radiolarien an vielen Beispielen belegt werden (phylogenetic lineages, z. B. RIEDEL & SANFILIPPO 1981, Variationschema von Eucyrtidiidae und *Emilwieia* bei STEIGER, 1992).

Eine Analyse der allmählichen Veränderungen der Gehäusemerkmale in der Zeit, eine Variationsanalyse zur Feststellung zeitgleicher Variabilität und die Intensität der Speziation gegenüber den Grundformen können für die Biostratigraphie möglicherweise in Zukunft von Nutzen sein. Den langlebigen Radiolientaxa werden dann ihre relativ kurzlebigen Mikroirradiationen und Übergangsformen gegenübergestellt.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

- AITA, Y. & OKADA, H. (1986): Radiolarians and calcareous nannofossils from the uppermost Jurassic and Lower Cretaceous strata of Japan and Tethyan regions. - *Micropaleontology*, **32** (2): 97-128; New York.
- BAUMGARTNER, P. O. (1984): A Middle Jurassic - Early Cretaceous low-latitude radiolarian zonation based on Unitary Associations and age of Tethyan radiolarians. - *Ecolog. geol. Helv.*, **77** (3): 729-837; Basel.
- BAUMGARTNER, P. O., DE WEVER, P. & KOCHER, R. (1980): Correlation of Tethyan Late Jurassic - Early Cretaceous radiolarian events. - *Cah. Micropaleont.* **2**: 23-72; Paris.
- BETTENSTADT, F. (1962): Evolutionvorgänge bei fossilen Foraminiferen. - *Mitt. Geol. Staatsinst.*, **31**: 385-460, 18 Abb.; Hamburg.
- BOCK, E. (1991): Die Geologie des Rötthelmooses in den Chiemgauer Alpen und Systematik, Alter und Morphologie einer Radiolarien-Fauna aus dem Ruhpoldingner Marmor (Lechtal-Einheit, Chiemgauer Alpen, Bayern). - Unpubl. Diplomarbeit Inst. f. Paläontologie und hist. Geologie, Ludwig-Maximilians-Universität München, 118 S., 32 Taf., 47 Abb., 3 Beil.; München.
- CAMPBELL, A. S. (1954): Radiolaria. - In: MOORE, R. C. (Hrsg.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. D, Protista 3: D11-D162, 86 Fig.; Lawrence, Kansas (Kansas. Univ. Press, Geol. Soc. Amer.).
- DE WEVER, P. & CABY, R. (1981): Datation de la base des schistes lustrés postophiolitiques par des radiolaires (Oxfordien supérieur - Kimmeridgien moyen) dans les Alpes Cottiennes (Saint Veran, France). - *C. R. Acad. Sci., sér. II*, **292**: 467-472; Paris.
- DE WEVER, P. & CORDY, F. (1986): Datation par des Radiolaires de la Formation des radiolarites s. s. de la série du Pinde-Olonos (Grece): Bajocien (?) - Tithonique. - *Mar. Micropaleont.*, **11**: 113-127; Paris.
- DOBEN, K. (1970): Geologische Karte von Bayern - Erläuterungen zum Blatt Nr. 8241 Ruhpolding. - 156 S.; München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- FISCHLI, H. (1916): Beitrag zur Kenntnis der fossilen Radiolarien in der Riginaglfelh. - *Mitt. Naturw. Ges. Winterthur*, **11**: 44-47, 78 Abb; Winterthur.
- FOREMAN, H. P. (1973): Radiolaria from DSDP Leg 20. - In: HEEZEN, B. C., Mc GREGOR, I. D. et al., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **20**: 249-305, 1 Abb., 4 Tab., 15 Taf.; Washington (U. S. Gov. Printing Office).

- FOREMAN, H. P. (1975): Radiolaria from the North Pacific, DSDP Leg 32. - In: LARSON, R. L., MOBERLY, R. et al., Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 32: 579-676, 5 Abb., 5 Tab., 25 Taf.; Washington (U. S. Gov. Printing Office).
- GROSS, J. TH. (1970): Feinstratigraphische, ökologische und zoogeographische Untersuchungen der Foraminiferen-Faunen im Oxford der Franken-Alb. - Erlanger geol. Abh., 81: 83 S., 9 Abb., 2 Tab.; Erlangen.
- HEBBELN, D. (1987): Geologie und Stratigraphie zwischen Sulzgrabenkopf und Durchlachkopf in den Chiemgauer Alpen. - Unveröff. Diplom-Kurzkartierung, Fachbereich 5 Geowissenschaften Universität Bremen.
- HEITZER, I. (1930): Die Radiolarienfauna der mitteljurassischen Kieselmergel im Sonnwendgebirge. - Jb. geol. Bundesanst. Wien 80: 381-406; Wien.
- HERM, D. (1965): Mikropaläontologisch-stratigraphische Untersuchungen im Kreideflysch zwischen Deva und Zumaya (Prov. Guipuzcoa, Nordspanien). - Z. dt. geol. Ges., 115 (1): 277-348, 16 Abb., 1 Taf., 2 Tab.; Hannover.
- KITO, N. (1989): Radiolaires du Jurassique Moyen et Supérieur de Sicile (Italie): Biostratigraphie et Taxonomie. - Thèse Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, Ufr Sci. Terre, Dept. Géol. Sédiment., 239 S., 26 Taf.; Paris.
- KITO, N. & DE WEVER, P. (1990): Analyse élastique de la phylogénie des Hagiastriidae (Radiolaires mésozoïques). - In: MOULLADE, M. (Hrsg.), Evolution des organismes microscopiques. - Coll. CNRS du G.D.R. 88. Nice - Sophia Antipolis. - Rev. Micropaléont., 33 (3-4): 193-218, 21 Abb.; Paris.
- KOCHER, R.N. (1981): Biochronologische Untersuchungen oberjurassischer radiolarienführender Gesteine insbesondere der Südalpen. - Mitt. geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich. (N.F.) 234: 1-184; Zürich.
- LACKSCHWITZ, K. S. (1987): Die Geologie des Rechenberges und des Rehwaldkopfes in den Nördlichen Kalkalpen. - Diplomarbeit, Geologisch-Paläontologisches Institut der Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- LACKSCHWITZ, K. S., GRUTZMACHER, U. & HENRICH, R. (1991): Paläo-Ozeanographie und Kipperschollentektonik in den jurassischen Karbonatabfolgen der Chiemgauer Alpen (Bayern). - Facies, 24: 1-24, 4 Taf., 13 Abb., Erlangen.
- MATSUOKA, A. & YAO, A. (1986): A newly proposed Radiolarian Zonation for the Jurassic of Japan. - Marine Micropal., 11: 91-105, 4 Abb., 3 Taf.; New York.
- MOULLADE, M. (Hrsg.) (1990): Évolution des organismes microscopiques. - Coll. CNRS du G. D. R. 88; Rev. Micropaléont., 33 (3-4); Paris.
- MOULLADE, M. & IRR, F. (1990): Influence des facteurs externes dans l'évolution des Foraminifères planctoniques: l'exemple de la „crise“ messinienne. - In: MOULLADE, M. (Hrsg.), Évolution des organismes microscopiques, Coll. CNRS du G. D. R. 88; Rev. Micropaléont., 33 (3-4): 153-174, 9 Abb.; Paris.
- MUZAVOR, S. N. X. (1977): Die oberjurassische Radiolarienfauna von Oberaudorf am Inn. - Diss. Fachber. Geowiss. Ludwig-Maximilians-Univ. München: 1-163; München.
- OZAWA, T. (1975): Evolution of *Lepidolina multiseptata* (Permian foraminifer) in East Asia. - Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. D (Geology), 23: 117-164; Kyushu.
- OZVOLDOVA, L. (1975): Upper Jurassic radiolarians from the Kysuca Series in the Klippen Belt. - Zap. Karpaty, Ser. Paleont., 1: 73-86; Bratislava.
- OZVOLDOVA, L. (1979): Radiolarian assemblage of radiolarian cherts at Podbiel locality (Slovakia). - Cas. Miner. Geol. 24 (3): 249-266; Bratislava.
- PESAGNO, E. A., JR. (1977): Upper Jurassic Radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California Coast Ranges. - Micropalaeontology, 23 (1): 56-113; New York.
- RIEDEL, W. R. & SANFILIPPO, A. (1974): Radiolaria from the southern Indian Ocean, DSDP Leg 26. - In: DAVIES, T. A., LUYENDYK, B. P. et al., Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 26: 771-813, 2 Tab., 15 Taf.; Washington (U.S. Gov. Printing Office).
- RIEDEL, W. R. & SANFILIPPO, A. (1981): Evolution and diversity of form in radiolaria. - In: SIMPSON, T. L. & VOLCANI, B. E. (Hrsg.): Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems, 323-346; 13 Abb.; New York, Heidelberg, Berlin (Springer).
- RUST, D. (1885): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura. - Palaeontographica, 31 (3,7): 269-322, Taf. 26-45; Stuttgart.
- RUST, D. (1898): Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura und der Kreide. - Palaeontographica, 45: 1-67; Stuttgart.
- RUHLAND, G. (1987): Geologie, Stratigraphie und Tektonik des Hochbajuverikums im Bereich des Röhthmoosalm (Nördliche Kalkalpen). - Unveröff. Diplom-Kurzkartierung, Fachbereich 5 - Geowissenschaften, Universität Bremen.
- SCHAAF, A. (1984): Les radiolaires du Crétacé inférieur et moyen: biologie et systématique. - Sci. Geol., Mém., 75: 1-189; Strasbourg.
- STEIGER, T. (1992): Systematik, Stratigraphie und Palökologie der Radiolarien des Oberjura-Unterkreide-Grenzgebietes im Osterhorn-Tirolikum (Nördliche Kalkalpen, Salzburg und Bayern). - Zitteliana, 19: 1-188, 27 Taf.; München.
- WILLMANN, R. (1988): Makroevolution aus paläontologischer Sicht. - Sber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, N. F., 28: 137-162, 9 Abb.; Berlin.
- WISNIEWSKI, T. (1889): Beitrag zur Kenntnis der Mikrofauna aus den oberjurassischen Feuersteinknollen der Umgebung von Krakau. - Jb. k.k. geol. Reichsanst., 38(4): 657-702; Wien.
- YAO, A., MATSUOKA, A. & NAKATANI, T. (1982): Triassic and Jurassic radiolarian assemblages in Southwest Japan. - News of Osaka Micropalaeontologists, Spec. Vol., 5: 27-43; Osaka.